Wuchsstoffwirkung auf die Kallusbildung bei Holzstecklingen. II

Von

Gabriele Rogenhofer

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

(Mit 1 Textfigur und 1 Tafel)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. Juli 1936)

Einleitung.

In meiner ersten Mitteilung über die Wirkung von Wuchsstoffen auf die Kallusbildung bei Holzstecklingen wurde der Nachweis erbracht, daß Harnpaste, Heteroauxin und Auxin *a*-Paste, an Stelle der natürlichen Knospen aufgetragen, kallusauslösende Wirkung besitzen. Durch eine dort genau beschriebene Wägemethode war es möglich, nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ die Menge des gebildeten Kallusgewebes zu bestimmen.

In dieser Arbeit sollen nun einige Versuche zur Frage der Wuchsstoffleitung in Holzstecklingen mitgeteilt werden. Daß der natürliche Kallus am Steckling polar, und zwar an der Basis in weitaus größerer Menge entsteht als an der Spitze, ist bekannt; zu untersuchen bleibt, wie weit jedoch künstliche, durch Wuchsstoff ausgelöste Kallusbildung die gleiche Polarität aufweist und in welchem Maße sich daraus auf polare, beziehungsweise auf basipetale Wanderung der dargebotenen Wuchsstoffe selbst schließen läßt.

Methodik.

Die vorliegenden Versuche über Leitung und Polarität von Wuchsstoffen wurden mit Hilfe der Kalluswägemethode angestellt. Die technische Ausführung war bei diesen Versuchen analog der schon früher genau mitgeteilten. Die Stecklinge befinden sich während des Versuches in Sand. Nach Versuchsabschluß wird der gebildete Kallus mit einem scharfen Messer abgeschnitten. Zu diesem Zweck muß die Schnittfläche des Stecklings ganz glatt sein. Dann wird mittels der analytischen Waage sowohl das Kallusgewebe als auch der Steckling gewogen und die Kallusmenge für 1 *g* Stecklingsgewicht bestimmt. Als Versuchspflanzen dienten wieder *Populus nigra* und *Ligustrum ovalifolium*. Die Länge der Stecklinge betrug 30 *mm*, in manchen Fällen auch 20 *mm*. Sie bestanden entweder aus einem Nodium und Internodium oder nur aus einem Internodium. Kultiviert wurden die Stecklinge meist in geglühtem, reinem Quarzsand in Glasschalen. In meiner ersten Mitteilung habe ich darüber genauer berichtet.

Die Polaritätsversuche waren in anderer Weise durchgeführt. Ich verwendete ein Holzkistchen ohne Boden von den Ausmaßen 20×20×12 *cm*. In einer Höhe von 8 *cm* war in diesem Rahmen ein Drahtnetz eingezogen. Auf dieses Netz legte ich geleimtes Papier und darauf kam eine zirka 2 *cm* hohe Schichte von Quarzsand.

Mit Hilfe dieses Rahmens war ich imstande, Stecklinge sowohl von oben als auch von unten her durch das Drahtnetz in den Sand zu stecken. In der Fig. 1 ist eine schematische Skizze des Rahmens entworfen.

Die Versuchsdauer war je nach der Jahreszeit verschieden und schwankte zwischen 12 und 15 Tagen (im Winter etwas länger).

Der Wuchsstoff wurde den Stecklingen in Pastenform zugeführt. Es gelangten Harn, Heteroauxin und Auxin *a* zur Verwendung. Das Originalpräparat von Auxin *a* verdanke ich Herrn Prof. Kögl. Das Heteroauxin für diese Versuche wurde im II. Chemischen Institut, Wien, hergestellt. Die Darstellung der Pasten geschah nach den Anweisungen von Laibach (1933). Heteroauxin und Auxin *a*-Paste hatten eine Konzentration von 0·001%, die der Harnpaste war nicht bestimmbar. Als Kontrolle verwendete ich Wasserpaste, die zu gleichen Teilen aus Wollfett und Wasser bestand. Je nach Art des Versuches war die Paste apikal oder lateral am Steckling aufgetragen. Ich werde bei den entsprechenden Versuchen näher darauf eingehen.

Polaritätsversuche.

Schon längere Zeit ist bekannt, daß der Wuchsstoff vielfach basalwärts wandert. Dies konnte von F. W. Went (1928) für die Haferkoleoptile, von Boysen-Jensen (1933) für die Wurzel gezeigt werden. Eingehende Untersuchungen über den Wuchsstofftransport in der Haferkoleoptile wurden von van der Weij (1932) an Koleoptilzylindern ausgeführt. Auch Czaja (1935) befaßte sich mit diesem Problem der polaren Wuchsstoffwanderung.

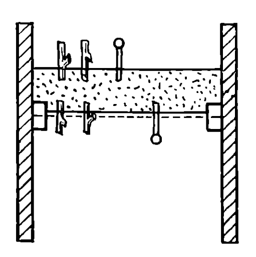


Fig. 1. Anordnung der Polaritätsversuche im Holzrahmen.

Ich stellte mir nun die Aufgabe, zu prüfen, ob diese Eigenschaft der Polarität, welche man an krautigen Pflanzen nachweisen konnte, auch bei Holzstecklingen, wie ich sie bei allen meinen Versuchen anwendete, zu Tage träte und ob es möglich sei, dies mit Hilfe der kallusauslösenden Wirkung der Wuchsstoffe zu untersuchen.

Über die methodische Ausführung dieser Untersuchungen habe ich schon oben berichtet. Die Verwendung des durch ein Drahtnetz horizontal geteilten Holzrahmens machte es mir möglich, Stecklinge sowohl von der oberen als auch von der unteren Seite her in den Sand zu stecken — und zwar jeweils mit dem apikalen oder basalen Pol — und so zu kultivieren. Die Versuchsdauer schwankte je nach der Jahreszeit zwischen 12 und 15 Tagen. Die Stecklinge waren 3 *cm* lang und besaßen in einem Abstand von 10 *mm* von der basalen Schnittfläche ein Nodium. Für die Wuchsstoffversuche wurden die Knospen entfernt, bei einigen Kontrollreihen am Steckling belassen. Als Wuchsstoffquelle verwendete ich Harn- und Heteroauxinpaste. Die einzelnen Versuchsreihen wurden folgendermaßen angesetzt.

1. Reihe: Ohne Knospe, mit Wuchsstoffpaste, normal gesteckt. 2. Reihe: Knospenlos, mit Wuchsstoffpaste, verkehrt gesteckt. 3. Reihe: Kontrolle mit Knospe, normal gesteckt. 4. Reihe: Kontrolle mit Knospe, verkehrt gesteckt. Eben so viele Reihen in derselben Art wurden auch von unten her durch das Drahtnetz in den Sand gesteckt. In

diesem Fall befand sich bei den normal gesteckten Stecklingen der apikale Pol, bei den verkehrt gesteckten Stecklingen der basale im Sand.

In Tabelle I sind die Resultate eines solchen Versuches mit Harnpaste wiedergegeben. Die erste Spalte der Tabelle enthält die Angabe, ob sich die Stecklinge ober- oder unterhalb des Drahtnetzes befinden. Die 2. und 3. Spalte gibt eine Charakteristik über die aufgestellten Reihen, ob sie mit dem oberen oder unteren Ende im Sand stecken. Spalte 4 enthält die Anzahl der Knospen, Spalte 5 die Anzahl der Pastenstellen an einem Steckling. In der folgenden Kolonne ist die Anzahl der Stecklinge enthalten, welche Kallus gebildet hatten. Spalte 7 bringt das Stecklingsgewicht in Gramm, Spalte 8 das Kallusgewicht in Gramm, Spalte 9 das Kallusgewicht, welches ein Steckling von 1 *g* bilden würde. Die in der Tabelle enthaltenen Zahlen sind immer die Summenwerte, beziehungsweise Mittelwerte von zehn Stecklingen.

Die Versuchsreihen zeigen folgendes Ergebnis: Die 3. Reihe hatte normalen Kallus gebildet. Bei der 4. Reihe, in welcher die Stecklinge verkehrt standen — mit dem apikalen Pol also im Sand steckten —, waren alle gefault. Die 1. Reihe mit Harnpaste hatte ungefähr 60% mehr Kallus als die 3. Reihe und in der 2. Reihe wurde, obwohl auch hier die Stecklinge wie in der 4. verkehrt standen. Kallus an der basalen Schnittfläche in gewisser Menge gebildet. Interessanterweise betrug aber die Kallusmenge nur ein Drittel der normal gesetzten Reihe 1. Die Reihen 5 bis 8 waren von der unteren Seite des Drahtnetzes gesteckt und wir finden hier folgende Resultate: Reihe 7 (apikaler Pol im Sand) hat etwas mehr Kallus gebildet als die entsprechende Reihe 3 der oberen Seite. Reihe 5 (apikaler Pol im Sand) zeigt das gleiche Ergebnis wie die entsprechende Reihe 1 der Oberseite. Reihe 8 (basaler Pol im Sand) hat im Gegensatz zu Reihe 4 Kallus gebildet, doch weniger als die normal gesteckte Reihe. Bei Reihe 6 (basaler Pol im Sand) entsteht fast ebensoviel Kallus an der basalen Schnittfläche wie bei den normal stehenden Reihen 1 und 5.

Der Kallus entsteht, wie bekannt, vorwiegend an der basalen Schnittfläche der Stecklinge und es ist, wie man aus den Versuchen sieht, von geringerer Bedeutung, ob sich die Stecklinge in normaler oder umgekehrter Stellung im Sand befinden. Wenn wir annehmen, daß die Ausbildung des Kallusgewebes die Zuwanderung einer gewissen Menge kallusauslösender Stoffe zur Voraussetzung hat, so folgt aus den Versuchen, daß die Wanderung dieser Stoffe — ebenso wie bei den Wuchsstoffen in der Haferkoleoptile — in basipetaler Richtung sich vollzieht, unabhängig von der Schwerkraftwirkung.

Die gleichen Versuche wurden auch für Heteroauxin ausgeführt, um nachzuprüfen, ob reine Wuchsstoffsubstanz die gleiche Wirkung wie Harnpaste zeigt. In Tabelle II ist einer dieser Versuche mit 0·001 prozentiger Heteroauxinpaste festgehalten. Die Anordnung dieser Tabelle ist wie in Tabelle I.

Tabelle I. Stecklinge von *Populus nigra* mit Harnpaste.

	Reihe	Nodium 10 *mm* von dem basalen Pol entfernt	Knospe	Pasten-stelle	Anzahl der Steck-linge mit Kallus	Stecklings-gewicht in *g*	Kallus-gewicht in *g* bas. geb.	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht
Oben	1	Mit Harnpaste (normal)...	—	1	10	5·9861	0·1100	0·0168±0·0007
	2	» » (verkehrt).. .. .	—	1	8	4·4139	0·0258	0·0059±0·0008
	3	Kontrolle mit Knospe (normal)	1	—	10	6·4865	0·0649	0·0100±0·0009
	4	(verkehrt) ..	1	—	—	—	—	—
Unten	5	Mit Harnpaste (normal).............	—	1	8	4·9977	0·0830	0·0168±0·0007
	6	» » (verkehrt)..	—	1	10	5·8131	0·0868	0·0149±0·0007
	7	Kontrolle (normal) apikal in Sand .	1	—	10	6·8868	0·0818	0·0119±0·0005
	8	(verkehrt) basal ..	1	—	8	5·1598	0·0373	0·0072±0·0007

Tabelle II. Stecklinge von *Populus nigra* mit Heteroauxinpaste.

	Reihe	Nodium 10 *mm* von dem basalen Pol entfernt	Knospe	Pasten-stelle	Anzahl der Steck-linge mit Kallus	Stecklings-gewicht in *g*	Kallus-gewicht in *g* bas. geb.	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht
Oben	1	Mit Heteroauxinpaste (normal).. ..	—	1	10	7·2728	0·2139	0·0294±0·0011
	2	(verkehrt)	—	1	7	4·4068	0·0274	0·0062±0·0007
	3	Kontrolle mit Knospe (normal) ..	1	—	10	6·4865	0·0649	0·0100±0·0009
	4	(verkehrt) ..	1	—	—	—	—	—
Unten	5	Mit Heteroauxinpaste (normal).......	—	1	10	5·3187	0·1417	0·0266±0·0008
	6	» » (verkehrt)......	—	1	10	6·1087	0·1587	0·0260±0·0005
	7	Kontrolle (normal) apikal in Sand....	1	—	10	6·8868	0·0818	0·0119±0·0005
	8	(verkehrt) basal » .	1		8	5·1598	0·0373	0·0072±0·0007

Auch bei diesem Versuch mit Heteroauxin finden wir das gleiche Ergebnis wie bei Harnpaste. Der Wuchsstoff wandert immer zur basalen Schnittfläche, um dort Kallusbildung auszulösen. Es wurden für die in Tabelle I und II dargestellten Ergebnisse Versuchsreihen gewählt, welche gleichzeitig angesetzt waren, um auch den quantitativen Unterschied in der Wirksamkeit von Harn- und Heteroauxinpaste zu veranschaulichen. Heteroauxin, 0·001 prozentig, ist um $75^{0}/_{0}$ wirksamer als die damals verwendete Harnpaste und löst eine Kallusbildung aus, welche die der Kontrolle mit Knospen um zirka $190^{0}/_{0}$ überschreitet.

Bei den Reihen, die etwas länger stehen gelassen wurden, hatten sich an der Auftragsstelle der Paste aus dem mehr oder weniger stark gebildeten Wundgewebe Sprosse oder Wurzeln ausdifferenziert. Die Sprosse entstanden am apikalen Teil des Gewebes, die Wurzeln am basalen. Die Bilder 1 und 2 auf der Tafel geben einige solche Stecklinge wieder.

Auch an Internodien von *Populus nigra* wurden Polaritätsversuche gemacht, die im allgemeinen das gleiche Ergebnis lieferten, wie die oben angeführten Versuche mit Nodien. Die Wuchsstoffwanderung vollzieht sich basalwärts. Die Versuche wurden so ausgeführt, daß auf 3 *cm* lange Interodien entweder auf die apikale oder auf die basale Schnittfläche Wuchsstoffpaste appliziert und diese Stecklinge im Holzrahmen in der schon früher angegebenen Art — teils oben, teils unten — kultiviert wurden. Befand sich die Paste am basalen Ende, so bildete sich wohl dort, nie aber am apikalen Pol Kallus aus. Wurde der Wuchsstoff vom apikalen Pol geboten, so bildete sich hier als auch am basalen Ende in den meisten Fällen Kallus aus. Bei vielen Stecklingen, besonders solchen, die länger kultiviert wurden, kamen am basalen Ende oft zahlreiche Adventivwurzeln, jedoch nur eine geringe Menge Kallus zur Ausbildung. Auch bei einigen orientierenden Versuchen mit *Ligustrum ovalifolium* und *Ampelopsis Veitschii* waren solche Adventivwurzelbildungen zu sehen. Gouwentak und Hellinga (1935) machten an Internodien von *Coleus*-Stecklingen die Beobachtung, daß Wuchsstoffgaben in schwacher Konzentration am basalen, in starker Konzentration aber auch am apikalen Ende Wurzelbildung verursachen. Bei meinen Versuchen konnte ich bei keinem Steckling Wurzelbildung am apikalen Pol beobachten. Dadurch wird aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei Verwendung einer stärkeren Pastenkonzentration auch am apikalen Ende die Bildung von Adventivwurzeln veranlaßt werden könnte.

Während es längst bekannt war, daß der natürliche, d. h. unter dem Einfluß von Knospen gebildete Kallus allein oder vornehmlich an der Stecklingsbasis entsteht, zeigen meine Versuche, daß auch die durch künstliche Wuchsstoffzufuhr hervorgerufene Kallusbildung sich in gleicher Weise polar an der Basis der Stecklinge vollzieht. Die an anderer Stelle dargebotenen kallusauslösenden Stoffe müssen also wohl polar nach der Basis hin geleitet werden.

Leitungsversuche mit längsgespaltenen Stecklingen.

Bezüglich der Wuchsstoffe ist bekannt, daß sich ihr Transport in basipetaler Richtung vollzieht, und zwar normal in der Längs-, nicht aber in der Querrichtung der Organe. Einige Arbeiten auf diesem Gebiet seien hier erwähnt: F. W. Went (1928), Bayer (1928) und van der Weij (1932), welche mit Avenakoleoptilen arbeiteten, van Overbeek (1933), dessen Versuchsobjekt Hypokotyle von *Raphanus sativus* waren. In allen diesen Untersuchungen wird die isolierte Wuchsstoffmenge getestet.

Über die Leitung des Wuchsstoffes in Holzstecklingen liegen bis jetzt keine Angaben vor. Ich führte nun an *Populus nigra* und *Ligustrum ovalifolium* Leitungsversuche in verschiedener Art aus, über welche ich im folgenden berichten möchte. Der nach der Basis geleitete Wuchsstoff wurde nicht wie bei van der Weij in isoliertem Zustand getestet, sondern seine Wirkung aus der unter seinem Einfluß gebildeten Kallusmenge erschlossen. Wie weit ein solcher Vorgang berechtigt ist, darüber geben die zuletzt in dieser Arbeit mitzuteilenden Versuche (p. 189 ff.) Aufschluß.

Das Versuchsmaterial bestand in der Hauptsache aus 3 *cm* langen Internodien. Einige Reihen von *Ligustrum ovalifolium* bestanden jedoch auch aus Stecklingen mit einem Nodium, welche ich aber gesondert beschreiben möchte. Als Wuchsstoffquellen dienten Harn-, Heteroauxin- und Auxin *a*-Paste. Die Internodien waren am apikalen und am basalen Ende durch 5 *mm* lange Medianschnitte gespalten, und zwar so, daß sich die beiden Spaltflächen in einer Ebene befanden. In die Spalten wurden etwas größere Glimmerplättchen gesteckt, die 5 *mm* tief reichten. Dadurch waren die Längshälften der Stecklinge an der Basis und an der Spitze vollständig gegeneinander isoliert, so daß an diesen Stellen keine horizontale Leitung stattfinden konnte, während im mittleren Teil eine solche möglich war. An der apikalen Schnittfläche wurde links vom Glimmerplättchen Wuchsstoffpaste, rechts Wasserpaste aufgetragen (vgl. Taf. I, Abb. 3). Folgende Versuchsreihen wurden aufgestellt: 1. Steckling längsgespalten, links Harnpaste, rechts Wasserpaste; 2. Kontrolle (nicht gespalten); 3. Steckling längsgespalten, links Heteroauxinpaste, rechts Wasserpaste; 4. Kontrolle nicht gespalten, mit Heteroauxinpaste; 5. Steckling längsgespalten, links Auxin *a*-Paste, rechts Wasserpaste; 6. Kontrolle mit Auxin *a*-Paste (ungespalten).

Bei Vergleich der einzelnen Versuche ist folgendes zu sehen: Die Reihen 2, 4 und 6 dienen als Kontrollen und haben ungefähr die gleichen Werte wie die entsprechenden Reihen der Tabelle I und II. Bei den Reihen 1, 3 und 5 zeigen sich nachstehende Ergebnisse: Die mit Wuchsstoff versorgte Seite hatte sowohl basal als auch apikal Kallus ausgebildet (in der Tabelle ist nur die Menge des basal gebildeten Kallus angegeben). Die Längshälfte, die nur Wasserpaste trug, hatte apikal keinen Kallus ausgebildet und basal in wenigen Fällen in der Nähe des Glimmerplättchens eine ganz

Tabelle III.

Leitungsversuch mit gespaltenen Stecklingen von *Populus nigra.*

Reihe	Internodien 3 *cm* lang	Anzahl der Stecklinge mit Kallus	Stecklingsgew. in *g*	Kallusgewicht in *g*	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht
1	Gespalten, mit Harnpaste	8	5·2203	0·0403	0·0078±0·0007
2	Ungespalten, mit Harnpaste	9	4·5952	0·0672	0·0123±0·0008
3	Gespalten, mit Heteroauxinpaste	9	5·2050	0·0989	0·0169±0·0005
4	Ungespalten, mit Heteroauxinpaste	10	4·8042	0·1258	0·0269±0·0005
5	Gespalten, mit Auxin *a*-Paste	8	4·6398	0·0379	0·0082±0·0004
6	Ungespalten, mit Auxin *a*-Paste . .	10	6·0048	0·0931	0·0155±0·0006

geringe Menge, welche durch Wägung nicht erfaßt werden konnte. In der Abb. 3 ist ein Steckling wiedergegeben, welcher links Heteroauxinpaste trug. Man kann deutlich erkennen, daß die Wuchsstoffleitung in der Hauptsache in der Längsrichtung erfolgt.

Betrachten wir nun vergleichend die Menge des Kallusgewebes bei den gespaltenen Internodien und den nicht gespaltenen Kontrollstecklingen. Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß jene ungefähr halb so viel Kallus gebildet haben als diese. Hiezu möchte ich bemerken, daß die zugeführte Pastenmenge bei den gespaltenen Internodien wesentlich geringer war als bei den Kontrollstecklingen. Die Applikationsfläche, längs der die Wuchsstoffpaste mit dem Steckling in Berührung stand, war genau halb so groß.

Bei *Ligustrum ovalifolium* wurden außer Internodien auch Stecklinge mit einem Nodium verwendet. *Ligustrum ovalifolium* hat gegenständige Blattknospen und diese Eigenschaft benützte ich für meine Leitungsversuche. Die Stecklinge waren 3 *cm* lang, das Nodium befand sich 10 *mm* oberhalb der basalen Schnittfläche. Von den Knospen blieben beide oder nur eine am Steckling, in manchen Fällen wurden alle zwei entfernt. Die basale Schnittfläche teilte ich wieder durch einen 5 *mm* tiefen Medianschnitt und isolierte die beiden Hälften durch ein Glimmerplättchen. Der Schnitt wurde so gelegt, daß sich an jeder Hälfte eine Knospe oder deren Ansatzstelle befand. An Stelle der Knospen wurde je nach Art der Reihe Wuchsstoff- oder Wasserpaste gegeben. Ein solcher Versuch besaß folgende Einzelreihen: 1. Knospenlos, gespalten, rechts Harnpaste, links Wasserpaste; 2. knospenlos, gespalten, rechts Heteroauxinpaste, links Wasserpaste; 3. mit einer Knospe, gespalten, auf der anderen Seite Wasserpaste; 4. ohne Knospen, ungespalten, an Stelle der Knospen Harnpaste; 5. wie 4. statt Harnpaste Heteroauxinpaste; 6. Kontrolle

mit zwei Knospen. In Abb. 4 sind die basalen Schnittflächen von drei Stecklingen dieses Versuches wiedergegeben: Links am Bild ein Steckling mit zwei Knospen, in der Mitte ein Steckling mit einer Knospe auf der einen, mit Wasserpaste auf der anderen Seite; der rechte Steckling besitzt einerseits Heteroauxin-, anderseits Wasserpaste. Deutlich ist an den drei verschieden behandelten Stecklingen der Unterschied zwischen den einzelnen Kallusbildungen, die sich in der Abbildung als weißliche Höcker von der Schnittfläche abheben, zu erkennen. Beim linken Steckling ist die Kallusbildung ziemlich symmetrisch, an den Stellen, über welchen die Knospen sitzen, stärker. Beim mittleren Steckling findet sich Kallus nur auf der Hälfte, welche die Knospe trägt, dagegen keiner unter der Wasserpaste. Der 3. Steckling zeigt auf der mit Heteroauxin beschickten Seite starke Kallusbildung im Gegensatz zur Kontrollhälfte mit Wasserpaste. (Vor dem Photographieren war die Wasserpaste entfernt worden.) Tabelle IV möge zahlenmäßig einen Überblick dieser Versuchsergebnisse bieten. Zur Anordnung der Tabelle sei noch folgendes gesagt: Spalte 1 bis 5 sind analog den früheren Tabellen; in Spalte 5 ist das Kallusgewicht der basalen Schnittfläche ganzer Stecklinge, in 6 und 7 das der halbierten angegeben; in Spalte 6 von der Hälfte, welche Wuchsstoff oder eine Knospe besitzt, in 7 die Kallusmenge der Kontrollhälfte mit Wasserpaste. In Spalte 8, 9 und 10 ist das Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht entsprechend den Reihen 5, 6 und 7 angegeben.

Das Resultat dieses Versuches an *Ligustrum ovalifolium* mit Nodien ist dem mit Internodien an *Populus nigra* und *Ligustrum ovalifolium* gleichzusetzen. Auch hier finden wir fast ausschließlich basale Kallusbildung und somit basipetale Wuchsstoffleitung.

Leitungsversuche mit geringelten Stecklingen.

Zur Ermittlung der Bahnen der Wuchsstoffleitung in der Pflanze sind ebenfalls verschiedene Untersuchungen angestellt worden. Rothert (1894) konnte bei seinen Arbeiten über phototropische Reizleitung zeigen, daß sich die Leitung sehr wahrscheinlich im parenchymatischen Gewebe abspielen dürfte, und es wird nun mit Recht angenommen, daß dies auch für den Wuchsstofftransport zum Teil der Fall ist. Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet stammen von P. Stark (1927), F. W. Went (1928, 1932), F. Laibach (1933), G. Mai (1934), P. Boysen-Jensen (1935) und anderen.

Es war nun wissenswert zu untersuchen, wo die Leitung des Wuchsstoffes bei Holzstecklingen stattfände. Von vornherein ist zu erwarten, daß die außerhalb des Holzzylinders befindlichen Gewebsschichten dafür in Betracht kommen. Denn es ist bekannt, daß der Kallus an der Schnittfläche eines Stecklings sich in den meisten Fällen zuerst ringförmig ausbildet — wobei er den Umrissen des Holzkörpers folgt —, und diesen erst in einem späteren Stadium überwuchert, so daß die gesamte Schnittfläche bedeckt wird (vgl. Küster, Vöchting).

Tabelle IV. Leitungsversuch mit Stecklingen von *Ligustrum ovalifolium*.

Reihe	Nodien 3 *cm* lang	Anzahl der Stecklinge mit Kallus	Stecklingsgew. in *g*	Kallusgewicht in *g*	Kallusgewicht in *g* (Wuchsstoff)	Kallusgewicht in *g* (Wasserpaste)	Kallusgewicht pro 1 *g* Stecklingsgewicht	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Wuchsstoff)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Wasserpaste)
	Knospenlos (gespalten), Harnpaste, Wasserpaste	9	4·9374	—	0·0631	0·0038		0·0087±0·0004	0·0014±0·0004
	Knospenlos (gespalten), Heteroauxinpaste, Wasserpaste	10	6·4173	—	0·0717	0·0053	—	0·0142±0·0004	0·0016±0·0003
	Gespalten, 1 Knospe, Wasserpaste	10	6·7016	—	0·0389	0·0040	—	0·0062±0·0006	0·0012±0·0001
4	Knospenlos (ungespalten), Harnpaste	9	5·7094	0·0864	—	—	0·0150±0·0007		—
	Knospenlos (ungespalten), Heteroauxinpaste	10	6·9019	0·1408	—	—	0·0201±0·0007	—	—
6	Mit Knospen (ungespalten)	10	5·6424	0·0556	—	—	0·0099±0·0006	—	—
	Ohne Knospen, mit Wasserpaste (ungespalten)	6	3·7803	0·0050	—	—	0·0014±0·0005		—

Um zu sehen, wie sich die Orte der Kallusbildung zu den Orten, wo Wuchsstoffpaste aufgetragen war, verhielten, und daraus Schlüsse auf die Bahn der Wuchsstoffleitung in Holzstecklingen zu ziehen, setzte ich verschiedene Versuchsreihen mit geringelten Stecklingen an. Als Wuchsstoffquelle wurde Harn, Heteroauxin und Auxin *a* verwendet. Die Stecklinge bestanden aus 3 *cm* langen Internodien von *Populus nigra* und *Ligustrum ovalifolium.* Die Pasten wurden apikal aufgetragen. Ein Teil der geringelten Internodien hatte die Ringelungsstelle in der Mitte des Stecklings, bei anderen war am apikalen Rand die Rinde bis zum Holzkörper zirka 2 *mm* breit abgetragen. Bei diesen letzteren Stecklingen befand sich die Paste also nur am Holzzylinder und nur dieser Teil kam für die Leitung in Betracht.

Nachstehend ist eine Übersicht über die einzelnen Versuchsreihen gegeben. 1. Steckling geringelt, mit Harnpaste; 2. Steckling oben entrindet, mit Harnpaste; 3. Internodium mit Harnpaste; 4. Steckling geringelt, mit Heteroauxin; 5. Steckling oben entrindet, mit Heteroauxin; 6. Internodium mit Heteroauxin; 7 Steckling geringelt mit Auxin *a*; 8. Steckling oben entrindet mit Auxin *a*; 9. Internodium mit Auxin *a*; 10. Steckling geringelt mit Wasserpaste; 11. Steckling oben entrindet mit Wasserpaste; 12. Internodium mit Wasserpaste. Diese letzten drei Reihen dienen als Kontrolle. In Tabelle V sind die Werte einer solchen Reihe mit *Populus nigra*-Stecklingen zusammengestellt. In Spalte 5 und 7 ist das Kallusgewicht der basalen, in Spalte 6 und 8 das der apikalen Schnittfläche angegeben. Für die geringelten Stecklinge ist unter basalem Kallus jener verstanden, welcher sich am oberen Pol der Ringelungsstelle ausbildet. An der basalen Schnittfläche befand sich kein meßbarer Kallus. Die letzte Kolonne enthält das gesamte Kallusgewicht, welches ein Steckling bildete.

Aus dieser Tabelle können wir entnehmen, daß sich die Leitung des Wuchsstoffes ziemlich ausschließlich im Gewebe, das außerhalb des Kambiums liegt, vollzieht, nicht aber im Holzzylinder selbst. Denn wir sehen folgendes: Bei den Reihen 3, 6 und 9 hatte sich ganz normaler Kallus an der basalen Schnittfläche ausgebildet. Die Reihen 1, 4 und 7 hatten auch Kallus gebildet, jedoch nicht an der basalen Schnittfläche, sondern am oberen Rand der Ringelungsstelle. In den Reihen 2, 5, 8 und 11 waren zirka 50% der Stecklinge ohne Kallus und die übrigen vertrockneten vor Versuchsabschluß. Die Reihen 10 und 12 hatten nur basal eine ganz geringe, nicht meßbare Menge von Kallus ausgebildet.

Es findet also die Leitung des Wuchsstoffes bei Holzstecklingen außerhalb des Holzzylinders statt.

Leitung und Polarität.

Als Abschluß dieser Arbeit möchte ich nun noch einige Untersuchungen bringen, welche Leitung und Polarität gleichzeitig in äußerst augenfälliger Weise erkennen lassen. Ich verwendete für

Tabelle V. Ringelungsversuch an Stecklingen von *Populus nigra*.

Reihe	Internodien 3 *cm* lang	Anzahl der Steck-linge mit Kallus	Steck-lingsgew. in *g*	Kallus-gewicht in *g* (basal)	Kallus-gewicht in *g* (apikal)	Kallus für 1 *g* Stecklingsgewicht (basal)	Kallus für 1 *g* Stecklingsgewicht (apikal)	Gesamtes Kallus-gewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (apikal + basal)
1	Geringelt, oben Harnpaste .	10	6·3736	0·0533	0·0119	0·0083±0·0006	0·0030±0·0003	0·0113
2	Oben entrindet, mit Harnpaste..	—			6 Stecklinge ohne Kallus, 4 vertrocknet			
3	» Harnpaste	10	5·8919	0·0655	0·0149	0·0116±0·0004	0·0034±0·0003	0·0150
4	Geringelt, oben Heteroauxinpaste	10	6·4225	0·1012	0·0245	0·0159±0·0007	0·0055±0·0007	0·0214
5	Oben entrindet, mit Heteroauxin-paste .. .	—			5 Stecklinge ohne Kallus, 5 vertrocknet			
6	Oben Heteroauxinpaste ..	10	5·8963	0·1217	0·0232	0·0207±0·0007	0·0051±0·0007	0·0258
7	Geringelt, oben Auxin *a*-Paste ..	9	6·3261	0·0668	0·0222	0·0106±0·0004	0·0046±0·0006	0·0152
8	Oben entrindet, mit Auxin *a*-Paste	—			5 Stecklinge ohne Kallus, 5 vertrocknet			
9	» Auxin *a*-Paste .	9	4·9477	0·0731	0·0141	0·0148±0·0005	0·0037±0·0003	0·0185
10	Geringelt, oben Wasserpaste ..	4	2·5821	0·0035	—	0·0013±0·0003	—	0·0013
11	Oben entrindet, mit Wasserpaste	—			Stecklinge ohne Kallus, 3 vertrocknet			
12	Wasserpaste	6	3·4689	0·0075	—	0·0021±0·0003	—	0·0021

Tabelle VI. Leitungsversuch mit Stecklingen von *Populus nigra*.

Reihe	Nodien, 1 *cm* unter der Knospe geschnitten	Anzahl der Steck-linge mit Kallus	Steck-lingsgew. in *g*	Kallus-gewicht in *g* (Fenster)	Kallus-gewicht in *g* (basal)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (basal)	Gesamtes Kallus-gewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster + basal)	Verhältnis von Fensterkallus zu Basalkallus
1	Harnpaste	10	5·6309	0·0343	0·0577	0·0061±0·0007	0·0102±0·0005	0·0163	1 1·7
2	Heteroauxinpaste	10	6·0521	0·0446	0·0790	0·0074±0·0010	0·0131±0·0005	0·0205	1 1·8
3	Wasserpaste	4	2·5811	—	0·0031	—	0·0012±0·0003	—	—

diese Versuche 2 *cm* lange Internodien von *Populus nigra*, welche in der üblichen Weise kultiviert wurden. Die Zuführung des Wuchsstoffes erfolgte jedoch nicht wie in den früheren Versuchen vom apikalen Pol, sondern lateral. Zu diesem Zweck wurden aus der Rinde und dem darunterliegenden Gewebe kleine Fensterchen, die bis aufs Kambium reichten, im Ausmaß 2 × 2 *mm* ausgeschnitten und an diesen Stellen die Wuchsstoffpasten aufgetragen. Bild 5 zeigt einen solchen Steckling.

Es bildete sich dann sowohl am Fenster als auch an der basalen Schnittfläche Kallus aus. Auf dieser befand sich das Kallusgewebe zum Großteil an der Stelle, welche unter dem Fenster, also unter der Wuchsstoffquelle gelegen war. In Abb. 6 ist die basale Schnittfläche und die Seitenansicht eines Stecklings mit den durch Wuchsstoff veranlaßten Kallusbildungen zu sehen. Als Wuchsstoffquellen wurden Harnpaste und Heteroauxinpaste verwendet. In Tabelle VI sind drei Versuchsreihen — 1. mit Harnpaste, 2. mit Heteroauxin, 3. mit Wasserpaste — wiedergegeben. In Spalte 5 und 7 ist die Menge des am Fenster gebildeten Kallusgewebes angegeben; Spalte 6 und 8 enthält das Gewicht des Basalkallus'; Spalte 9 die Gesamtsumme der gebildeten Kallusmenge und schließlich Spalte 10 gibt das Verhältnis von Basalkallus zu Fensterkallus wieder.

Dieser Versuch diente hauptsächlich zum Vergleich der Pastenwirksamkeit und ich möchte nun gleich zu den anderen Versuchen übergehen.

Bei diesen wurde der Abstand des Fensters von der basalen Schnittfläche variiert. Die Entfernung betrug 19, 18, 16, 12, 4, 2, 1 *mm*. In Tabelle VII sind die Ergebnisse für Harnpaste festgehalten. Die Einteilung ist analog der von Tabelle VI.

Photo 7 veranschaulicht diese Versuchsanordnung. Betrachten wir nun, was sich aus diesen Versuchen ergibt, so kann man deutlich folgendes erkennen: Je weiter sich das Fenster vom basalen Pol entfernt, desto mehr Kallus wird an ihm selbst, desto weniger an der basalen Schnittfläche gebildet. Summieren wir jedoch die Werte für Fenster und Basalkallus für jeden Steckling, so erhalten wir für alle Reihen einen ziemlich konstanten Wert. Darum dürfen wir schließen, daß durch den Wuchsstoff die Bildung einer bestimmten Menge von Kallusgewebe angeregt wird. Sie verteilt sich aber verschieden auf das Fenster und die basale Schnittfläche, je nach der Größe des Abstandes der beiden voneinander. Wir können von einer deutlich polaren Wirksamkeit in diesem Falle sprechen.

In Tabelle VIII ist ein analoger Versuch für Heteroauxinpaste wiedergegeben.

Auch hier kann man dieselben, oben besprochenen Erscheinungen feststellen. Bild 7 zeigt vier Stecklinge einer solchen Reihe mit Heteroauxin und man erkennt deutlich die abgestufte Größe der betreffenden Kallusmengen.

Tabelle VII. Leitungsversuch mit Stecklingen von *Populus nigra* mit Harnpaste.

Reihe	Anzahl der Stecklinge mit Kallus	Abstand der Fenster vom basalen Pol in *mm*	Stecklings-gewicht in *g*	Kallusgewicht in *g* (Fenster)	Kallusgewicht in *g* (basal)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (basal)	Gesamtes Kallus-gewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster + basal)
1	10	19	6·5158	0·0828	0·0164	0·0124 ± 0·0006	0·0026 ± 0·0003	0·0150
2	9	18	5·4470	0·0552	0·0229	0·0110 ± 0·0004	0·0046 ± 0·0004	0·0143
3	10	16	5·4476	0·0531	0·0406	0·0098 ± 0·0009	0·0075 ± 0·0004	0·0172
4	10	12	7·0177	0·0509	0·0616	0·0075 ± 0·0007	0·0089 ± 0·0007	0·0160
5	10	4	6·6229	0·0416	0·0679	0·0063 ± 0·0007	0·0104 ± 0·0003	0·0165
6	10	2	5·9926	0·0297	0·0704	0·0050 ± 0·0006	0·0117 ± 0·0008	0·0167
7	10	1	6·8705	0·0214	0·0946	0·0031 ± 0·0003	0·0139 ± 0·0012	0·0169

Tabelle VIII. Leitungsversuch mit Stecklingen von *Populus nigra* mit Heteroauxinpaste.

Reihe	Anzahl der Stecklinge mit Kallus	Abstand der Fenster vom basalen Pol in *mm*	Stecklings-gewicht in *g*	Kallusgewicht in *g* (Fenster)	Kallusgewicht in *g* (basal)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster)	Kallusgewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (basal)	Gesamtes Kallus-gewicht für 1 *g* Stecklingsgewicht (Fenster + basal)
1	7	19	2·1769	0·0419	0·0120	0·0165 ± 0·0007	0·0056 ± 0·0005	0·0248
2	10	18	3·4044	0·0503	0·0222	0·0142 ± 0·0009	0·0066 ± 0·0008	0·0213
3	9	16	4·6664	0·0590	0·0487	0·0125 ± 0·0008	0·0104 ± 0·0007	0·0231
4	9	12	4·5092	0·0554	0·0521	0·0122 ± 0·0009	0·0115 ± 0·0005	0·0236
5	10	4	4·1425	0·0391	0·0589	0·0094 ± 0·0008	0·0142 ± 0·0006	0·0237
6	9	2	4·2423	0·0313	0·0591	0·0073 ± 0·0006	0·0139 ± 0·0005	0·0214
7	9	1	4·2587	0·0226	0·0717	0·0061 ± 0·0006	0·0169 ± 0·0012	0·0230

Der Versuch beweist, daß unter der Wirkung einer gewissen Wuchsstoffmenge überall die gleiche Kallusbildung veranlaßt wird, die sich aber, je nach dem Abstand, ungleich auf die Fensterchen und die basale Schnittfläche verteilt. Dieser Befund läßt es in hohem Grad wahrscheinlich erscheinen, daß die Menge des örtlich gebildeten Kallus mit gewisser quantitativer Annäherung der Menge des zugeleiteten Wuchsstoffes entspricht. Durch solche Ergebnisse, denen sich ähnliche wohl werden anschließen lassen, findet unser Vorgehen, aus der Kallusmenge auf die Wuchsstoffmenge zu schließen, nachträglich seine Berechtigung.

Zusammenfassung.

1. So wie natürlicher Kallus vorwiegend am basalen Ende von Holzstecklingen entsteht, so wird auch der unter dem Einfluß von Wuchsstoffen entstehende Kallus hauptsächlich am basalen Pol des Stecklings gebildet, gleichviel, wo sich die Pasten befinden.

2. Daß es sich dabei nicht um die Wirkung der Schwerkraft, sondern um Polaritätserscheinungen handelt, läßt sich unschwer zeigen.

3. Werden Wuchsstoffe, wie üblich, an aufrecht im Sand steckenden Stecklingen apikal aufgetragen, so bildet sich die Hauptmasse des Kallusgewebes basal. Wird der Steckling dabei durch Glimmerplättchen (vgl. Abb. 3) an den Polen längsgespalten und sodann links Wuchsstoff und rechts Wasserpaste an der apikalen Schnittfläche aufgetragen, so erfolgt an der Basis fast nur an der entsprechenden Stecklingshälfte basal die Kallusbildung. Die sie bedingende Wuchsstoffleitung erfolgt also bloß in der Längsrichtung (Abb. 4).

4. Die Leitung vollzieht sich nur im Gewebe außerhalb des Kambiumringes, nicht im Holzkörper.

5. Die Wuchsstoffpaste läßt sich mit Vorteil lateral an Fensterchen auftragen, die bis auf die Tiefe des Kambiums eingeschnitten werden. Es erfolgt dann kräftige, seitliche Kallusbildung am Ort der Auftragung (Abb. 5, 6).

6. Wird an gleichlangen Stecklingen der Abstand der Fensterchen von der basalen Schnittfläche variiert, so wird relativ um so mehr Kallus an der Basis, um so weniger am Fensterchen selbst gebildet, je kleiner der Abstand der beiden ist. Die apikalen Schnittflächen bleiben auch dann vom Kallusgewebe fast frei, wenn sie näher als die basalen Schnittflächen zum Fensterchen liegen. Solche Versuche machen die relative Wirkung des Polaritätsfaktors für die Kallusbildung quantitativ erfaßbar. Abb. 7 veranschaulicht das Verhalten. Die Gesamtmenge des an beiden Herden (Fenster und Basis) gebildeten Kallusgewebes bleibt bei den verglichenen Stecklingen nahezu gleich (siehe Tab. VII und VIII).

Für zahlreiche Anregungen und das stete Interesse an dieser Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. Karl Höfler zu großem Dank verpflichtet.

Literatur.

Beyer, A., 1928: Beiträge zum Problem der Reizleitung. Zeitschr. f. Bot., *20*, 321.

Boysen-Jensen, P., 1935: Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen. Jena.

— 1936: Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der photo- und geotropischen Krümmung. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd., *13*, 1.

— 1936: Die Bedeutung der Wuchsstoffe für die Pflanzenproduktion. Zeitschr. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, *43*, 142.

Dollfus, H., 1935: Wuchsstoffstudien. Planta, *25*, 1.

Fitting, H., 1936: Hormone als physiologische Reizstoffe. Biol. Zbl., *56*, 69.

Hartelius, V. und Hjorth-Hansen, S., 1936: Über das Vorkommen von Wuchsstoff *B* in tierischen Organen. Lab. Carlsberg ser. Physiol., *21*, 221.

Küster, E., 1925: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., Jena.

— 1930: Anatomie der Gallen. Linsbauer's Handbuch d. Pflanzenanat., Lief. 26.

Laibach, F. und Kornmann, P., 1933: Zur Frage des Wuchsstofftransportes in der Avenakoleoptile. Planta, *21*, 396.

Nuernbergk, E., 1933: Über den Auxinquertransport und den Geotropismus der Avenakoleoptile: Einfluß der Dekapitation. Flora, *28*, 99.

Overbeek, J. van, 1933: Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Rhaphanus. Rec. trav. bot. neerl., *30*, 537.

Raalte, M. H. van, 1936: On influence of glucose on auxinproduction by the root tip of Vicia faba. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, *39*, 261.

Rogenhofer, G., 1936: Wirkung von Wuchsstoffen auf die Kallusbildung bei Holzstecklingen. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., *11*, 108.

Rothert, W., 1894: Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, *7*, 1.

Vöchting, H., 1892: Über Transplantationen am Pflanzenkörper. Tübingen.

— 1908 und 1918: Untersuchung zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 12, Tübingen.

Weij, H. G. van der, 1932: Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. trav. bot. neerl., *29*, 397.

Went, F. W., 1932: Eine botanische Polaritätstheorie. Jb. f. Bot., *76*, 528.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1 und 2: Polare Ausbildung von Sprossen und Wurzeln bei *Populus nigra*-Stecklingen an der Auftragsstelle der Wuchsstoffpaste. Siehe Text, p. 183.

Abb. 3: Internodium von *Populus nigra,* apikal und basal durch Glimmerplättchen isoliert. Links befand sich Wuchsstoffpaste. Siehe Text, p. 184, und Tab. III.

Abb. 4: Basale Schnittflächen von drei Stecklingen von *Ligustrum ov.* Erklärung siehe Text, p. 186, und Tab. IV.

Abb. 5: Internodium von *Populus nigra* mit Fensterchen. Siehe Text, p. 190.

Abb. 6: Internodien von *Populus nigra,* links basale Schnittfläche, rechts die Seitenansicht eines Stecklings. Siehe Text, p. 190.

Abb. 7: Internodien von *Populus nigra,* Fensterversuch. Erklärung siehe Text, p. 190, und Tab. VII und VIII.

Rogenhofer G.: Wuchsstoffwirkung auf die Kallus- Tafel
bildung bei Holzstecklingen. II.

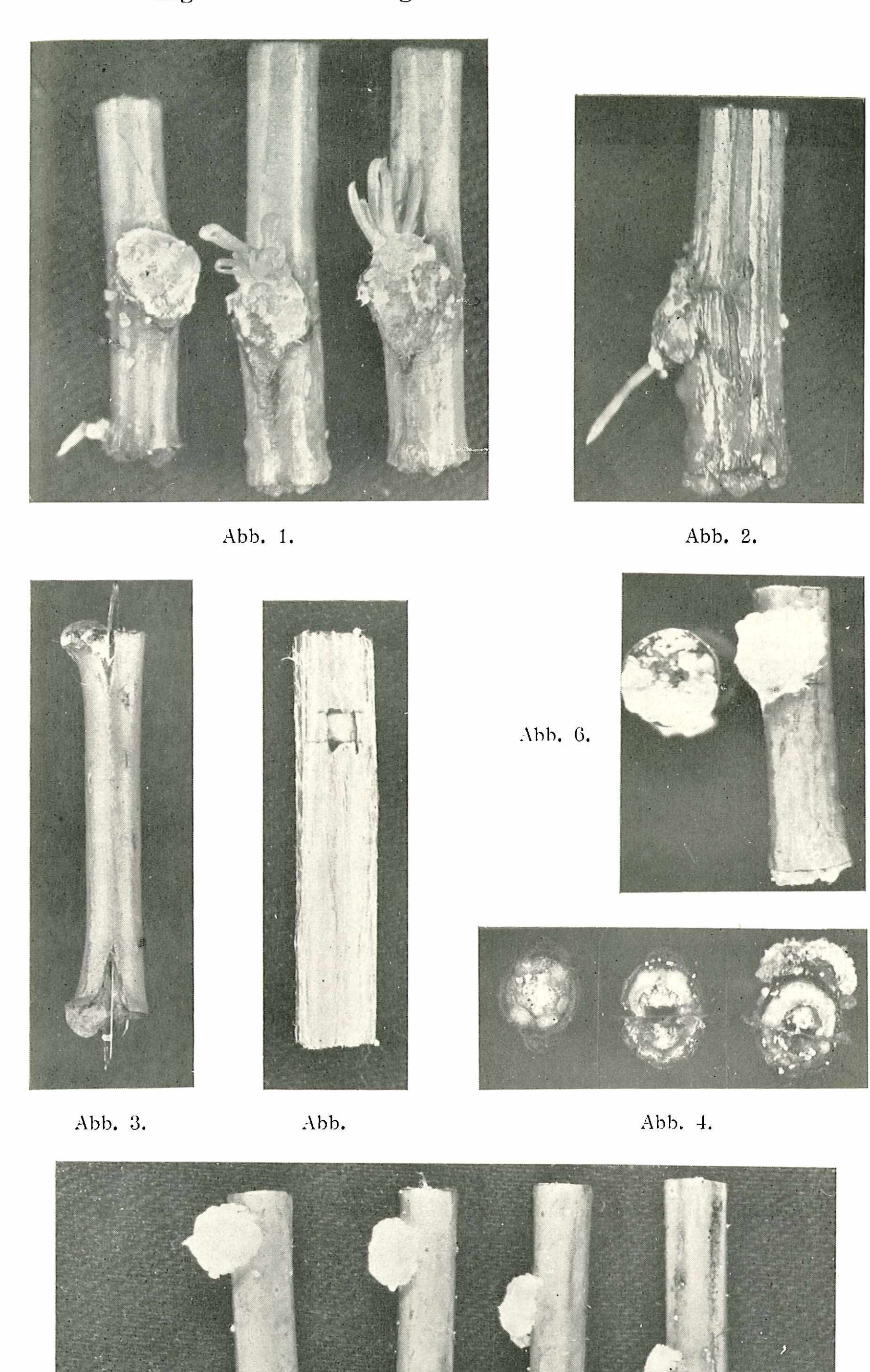


Abb. 1. Abb. 2.

Abb. 6.

Abb. 3. Abb. Abb. 4.

Abb. 7.